中国特有的两种同域分布凤仙花属植物的传粉生物学研究

张颖铎[1,2]，朱　永[1]，李青青[2,3]，王乐骋[1]，陶　磊[1,2]，李　璐[1*]

（1. 西南林业大学生物多样性保护学院，昆明 650224；2. 西南林业大学生命科学学院，昆明 650224；

3. 昆明翔昊科技有限公司，昆明 650204）

摘　要：凤仙花属具雌雄异熟和形态多样的花结构，其传粉生物学在物种分化形成及适应性演化方面发挥着关键作用。中国是凤仙花属物种多样性分布中心之一，存在着大量的特有和同域分布现象，但传粉生物学研究资料较少。为揭示同域分布近缘种的传粉综合征分化以及传粉昆虫资源分配问题，该文以中国特有种黄麻叶凤仙花（*Impatiens corchorifolia*）和多角凤仙花（*I. polyceras*）为研究对象，通过野外调查和实验完成了传粉生物学的相关研究，比较分析了这两个种的开花物候、花形态结构、传粉昆虫的种类及访花行为和人工授粉实验等方面的异同，结果表明：（1）两种凤仙花的花距不同，花距的长度与花蜜量呈正比，但与花蜜含糖量无关。花距类型决定了两种植物的传粉昆虫种类的分化。具短花距的黄麻叶凤仙花的花蜜含量为（4.57 ± 1.43）μL，花蜜糖含量为（45.48 ± 2.28）%，由蜜蜂和胡蜂为其传粉。拥有长花距的多角凤仙花的花蜜含量为（10.15 ± 3.28）μL，花蜜糖含量为（46.12 ± 1.48）%，除蜜蜂和胡蜂传粉外，天蛾和熊蜂也为其传粉昆虫。（2）两种植物虽然共享 3 种传粉者，但表现为明显的错峰访花，传粉行为和花通道的差异决定了传粉者携带花粉的部位不一致。（3）繁育系统实验表明，两种植物均表现出明显的杂交障碍和异花授粉偏好性。因此，花距形态差异显著导致传粉综合征分化明显和传粉昆虫行为各异；两种植物授粉均需要传粉昆虫，且均无法自花授粉，呈现异交优势；并且可以通过部分传粉昆虫、花形态差异以及杂交不亲和等情况维持生殖隔离。该研究结果为理解凤仙花属的传粉综合征、同域分布近缘物种传粉昆虫资源分配等方面提供了新资料。

关键词：黄麻叶凤仙花，多角凤仙花，传粉生物学，同域分布，繁育系统，传粉综合征

中图分类号：Q944.4　　　　**文献标识码：**A

基金项目：国家自然科学基金（32060049），国家中医药管理局全国中药资源普查项目（GZY-KJS-2018-004）。[National Natural Science Foundation of China (32060049) ; National Administration of Traditional Chinese Medicine National Survey of Traditional Chinese Medicine Resources Project (GZY-KJS-2018-004)]。

第一作者：张颖铎（1998-），硕士研究生，研究方向为细胞生物学，(E-mail)1014770268@.com。

***通信作者：**李璐，副研究员，主要从事植物分类学和珍稀濒危植物多样性保护， (E-mail)lilusaraca@foxmail. com。

Pollination biology of two Chinese endemic and sympatric *Impatiens* (Balsaminaceae) species

ZHANG Yingduo[1, 2], ZHU Yong[1], LI Qingqing[2, 3], WANG Yuecheng[1], TAO Lei[1, 2], LI Lu[1*]

（1. *Department of Biodiversity Conservation*, *Southwest Forestry University*, Kunming 650224, China; 2. *Department of Life Science, Southwest Forestry University*, Kunming 650224, China; 3. *Kunming Xianghao Technology Co. Ltd*, Kunming 650204, China）

Abstract: The genus *Impatiens* exhibits some varied floral features with a dichogamous reproductive system, in which pollination biology plays a key role in speciation and adaptive evolution. China is one of the centers of *Impatiens* species, comprising over 300 species including a large number of endemic and sympatric distributions, but there are few data on their pollination biology. Comparative pollination biology of two Chinese endemic and sympatric species, *Impatiens corchorifolia* and *I. polyceras*, were investigated, including flowering phenology, floral features, flower visitors, behavior of pollinators, and as well as breeding systems. It was turned out as below. (1) Morphology of spur was varied in two species, which played a key role in different floral syndromes. The spurs in *I. corchorifolia* and *I. polyceras* could produced a similar nectar sugar content, (45.48 ± 2.28) % and (46.12 ± 1.48) % respectively. They could shared two pollinators, *Apis cerana* and *Vespa.* However, the short spur in *I. corchorifolia* produced less amount of (4.57 ± 1.43) μL nectar while the long spur in *I. polyceras* yielded more nectar content of (10.15 ± 3.28) μL. And then, the latter also could be pollinate by the other insects including one species of *Macroglossum* and two species of *Bombus*. (2) The behavior of the common pollinators shared in *I. corchorifolia* and *I. polyceras* were obviously distinguished by their staggered flower visits and differential sizes of flower channels for visitors with inconsistent positions of pollens carried. (3) Both species were dependent on pollinators to set fruits, which were self-incompatible, as well as cross-incompatible between two sympatric species. The results provide new data for better understanding of floral syndrome and speciation of the large genus of *Impatiens*.

Keywords: *Impatiens corchorifolia*, *Impatiens polyceras*, pollination biology, sympatric distribution, breeding system, pollination syndromes

凤仙花属（*Impatiens* L.）是凤仙花科（Balsamiaceae）仅有的两个属中的最大属，约有 1 200 多种，主要分布在旧大陆的热带和亚热带地区的山地森林，在非洲、亚洲和欧洲温带及北美洲也有分布，存在着大量的同域分布和特有现象（Waller, 1980；Yuan et al., 2004；Janssens et al., 2009；Yu et al., 2016）。凤仙花属是热带和亚热带山林中物种多样性最高的类群，普遍具两侧对称花冠和花距以及雄蕊异熟的花结构，被誉为"双子叶中的兰花"（Yuan et al., 2004；Janssens et al., 2009）。

花形态特征在不同地理分布的凤仙花属物种里变化明显，不仅是该属物种鉴定的分类依据（Yuan et al., 2004；Janssens et al., 2009；Rahelivololona et al., 2018；Abrahamczyk et al., 2021），也是探究其物种分化和传粉生物学适应性演化的主要内容（Grey-Wilson, 1980；Akiyama et al., 1991；Abrahamczyk et al., 2017；Ruchisansakun et al., 2016, 2021）。早期研究提出了非洲分布的凤仙花属植物包含着四类传粉综合征，即适应或吸引蝴蝶、蜜蜂、鸟类和天蛾传粉的花结构类型（Vogel, 1954；Grey-Wilson, 1980；Wilson & Thomson, 1991；Akiyama et al., 1991；Makoto et al., 1991)。其中，在非洲高山地区的凤仙花属类群表现出明显的鸟媒传粉综合征（包括红色的喇叭形花冠和分泌花蜜的花距），被证实由当地特有的太阳鸟传粉（Grey-Wilson, 1980；Cable & Cheek, 1998；Cheek & Fischer, 1999；Janecek et al., 2011, 2015；Bartos & Janecek, 2014）。然而，有关其他几类传粉综合征的资料较少，该假说难以被证实。这主要是因为花形态在凤仙花属物种里存在着明显的中间过渡类型，不同地域分布的物种普遍吸引多种传粉生物（Heinrich, 1979；Rust, 1979；Kato, 1989；Nienhuis & Stout, 2009；Vervoort, 2011；Tokuda, 2015）。例如，在热带分布的凤仙花属的物种数量远远高于温带地区，尽管物种多样，花形态变异丰富，但大部分物种均由熊蜂传粉（Kulloli et al., 2009, 2011）。同时，有研究揭示了非洲以外的凤仙花普遍由蜜蜂传粉（Rust, 1977；Schemske, 1978；Kato, 1988；Kato et al., 1991；Tian et al., 2004；Sreekala et al., 2008, 2011；Ramasubbu et al., 2011；Mohandass, 2013），但在亚洲分布的种类可吸引多种昆虫共同传粉，属泛化传粉（Tian et al., 2004；毛志斌，2011；钟云芳等，2014；Abrahamczyk et al., 2017；Li et al., 2021）。东南亚同域分布的 7 种凤仙花属植物里，花形态特征差异决定了传粉机制的不同（Ruchisansakun et al., 2016），花小且无花距的种类为自花授粉；花大色艳的为异花授粉，其中，具短花距和宽花通道的物种吸引蜜蜂，具长花距和窄花通道的吸引两种以上的昆虫传粉，包括蜜蜂和鳞翅目（Lepidoptera）昆虫，为复合传粉。中国是凤仙花属物种多样性分化中心，约有 300 余种（余胜祥，2012；Tan et al., 2015；Wang et al., 2020；Song et al., 2021；Yuan et al., 2022）。现有资料揭示了产自中国的不同花型和

花色的凤仙花属种类均由熊蜂、蜜蜂和天蛾等共同传粉（Tian et al., 2004；肖乐希和刘克明，2009；毛志斌等，2011；Liu et al., 2013；钟云芳等，2014；Li et al., 2021）。其中，红雉凤仙花（*Impatiens oxyanthera*）的花距形态是传粉者和盗蜜者共同作用的定向选择结果（Liu et al., 2013）。然而，全世界的凤仙花属物种较多，花形态变异丰富，但关于它们的传粉综合征假说缺乏具体的传粉生物的种类和访花行为等详细资料（Rust, 1977；Schemske, 1978；Kato, 1988；Li et al., 2021），尤其缺乏同域分布物种间的比较研究（Kato et al., 1991；Ramasubbu et al., 2011；Ruchisansakun et al., 2016）。因此，关于凤仙花属的传粉生物学和繁育系统等仍需要更多资料来完善补充。

黄麻叶凤仙花（*Impatiens corchorifolia*）和多角凤仙花（*I. polyceras*）均为中国特有种，前者产于云南西北和四川西南的高山林下，后者仅零星分布于云南西部（陈艺林，2002），关于它们的研究资料比较少。作者近年来调查了云南中部的梁王山的药用植物资源调查（段涵宁等，2022），首次观察到这两种植物为明显的同域分布的伴生种。它们均生长在海拔约 2 600 m 的华山松林下，具有相似的生境、花型和花期，但无明显的杂交个体植株存在（图 1），是开展凤仙花属近缘物种的传粉生物学和繁育系统学的理想材料（Ruchisansakun et al., 2016）。因此，本文以滇中梁王山同域分布的黄麻叶凤仙花和多角凤仙花为研究对象，观察它们的开花物候、花形态结构特征、繁育系统、传粉昆虫的种类和访花行为，旨在揭示它们的（1）开花物候特征；（2）种间传粉综合征的分化；（3）传粉昆虫的种类和访花行为差异；（4）繁育系统机制及是否存在种间杂交。为进一步了解同域分布凤仙花属近缘物种的传粉生物学，及相同生境下传粉昆虫资源的分配机制提供新的科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地点和材料

梁王山为滇中第一峰（海拔 2 000 ~ 2 820 m），位于我国云南省澄江县境内，地处昆明市东南和玉溪市东北交界处（102°52′45"—102°55'15" E、24°43′57"—24°27'28" N）。属于典型的温带气候，海拔在 2 400 m 以上的山顶一年四季常有云雾笼罩，蕴藏着大量的珍稀濒危植物（段涵宁等，2022）。黄麻叶凤仙花和多角凤仙花均为一年生草本植物，共同生长在华山松林下。两种植物的居群各有分布范围，彼此紧靠，前者的海拔较低（2 600~2 720 m）；后者略高（2 720 ~ 2 820 m）。

1.2 花形态特征

随机取两种植物开放花各 30 朵，观察记录其花序、花被片、合生雄蕊等器官的形态，比较分析花形态特征在种间的差异。同时，用采用游标卡尺（0.05 mm）测量开放花的花药末端（或柱头末端）距离翼瓣上突起的距离（通道高）、翼瓣两侧间的距离（通道宽）及距到翼瓣形成平面的距离（通道深）（图 2）。

1.3 传粉昆虫及行为

于 2021 年 9—10 月，在每种植物的居群里，各选取 5 个样方（5 m × 5 m）定点观察（包括海拔在 2 720 m 比邻生长区域），样方间距至少 500 m，共观察了 25 d（平均温度 18 ℃）。每天从 8：00—18：00，每小时观测并记录样方内传粉者种类、停留时间和访花行为。统计各传粉者单位时间内访花次数，分析一天中不同昆虫的访花规律，并用捕虫网捕捉传粉昆虫, 并将昆虫放入装有乙酸乙酯的毒瓶中杀死, 然后立刻测量昆虫的体长、胸高和胸宽。

1.4 开花物候

1.4.1 花期

选择在两种植物的盛花期随机套袋 30 朵花蕾，观察并记录开花动态，计算单花期。每天 8：00—18：00，每 1 h 观察被套袋的花蕾的形态变化过程，并统计雄性期和雌性期。雄性期为开花第一天至雄蕊脱落, 雌性期为柱头露出至完全凋谢。

1.4.2 花蜜的测定

每种植物随机选择开花植株各 30 株，套袋隔离访花昆虫干扰。于 12：00 随机摘取 30 朵，并取唇瓣基部的花距，利用毛细管（规格 10 μL）吸取花蜜并测量和记录花蜜量，并使用手持折光仪（0～80%）检测花蜜可溶性糖含量（糖度）。

花蜜量 =（液柱长/毛细管长）× 毛细管容积。

1.5 花粉/胚珠（P/O）比率测定

分别对两种植物测定花粉/胚珠（P/O）比值：（1）统计每朵花的花粉数。各取每种植物的即将开放的花蕾 30 朵，将花药置于 1.5 mL 离心管内，加 1 mol • L^{-1} 盐酸（HCL）解离液，形成花粉悬浊液，取 100 μL，置于血球计数板，在尼康显微镜（Nikon 750）下观察统计花粉粒数目。每朵花重复测量三次，取平均值。（2）统计胚珠数。取 30 朵花的子房，在徕卡体式显微镜（Leica M165FC）下解剖观察并记录每个子房的胚珠数。（3）每朵花的花粉胚珠比值由花药中的花粉总数除以该花药所在的花朵的子房中的胚珠数而得出。

1.6 人工授粉实验

（1）盛花期对两种植物的花苞套袋，进行繁育系统授粉实验。处理方式：1. 自动自交（检测是否存在自动自花授粉）；2. 去雄（检测是否存在无融合生殖）；3. 人工自交授粉（花粉来源于同一朵花，以检测自交是否亲和）；4. 同株异花授粉（花粉来源于同一花序上的其他花，以检测自交是否亲和）；5. 异株异花授粉（花粉来源于 10 m 外的其他植株）；6. 对照（不做任何处理，自然开花结实）。每种处理各 30 朵花。（2）以两种植物互作为父本和母本进行人工杂交授粉，每种杂交组合各重复 30 株。作为父本的植株，选择其雄花期时花药刚开裂、活力较高的花粉，母本的材料先去雄处理，待雌蕊成熟后进行人工授粉。对于选定作为种间人工杂交的植株，其花序在开花前至结实的过程中均作套袋处理，避免传粉昆虫干扰。

1.7 统计分析方法

所有的数据均用 SPSS 21 统计软件分析。花形态以及花蜜相关数据分析先看是否符合正态分布，如果符合则运用 *t* 检验，如果不符合则运用曼惠特尼 *u* 检验；坐果率的数据分析运用卡方检验。

2 结果与分析

2.1 两种凤仙花属植物的花形态特征

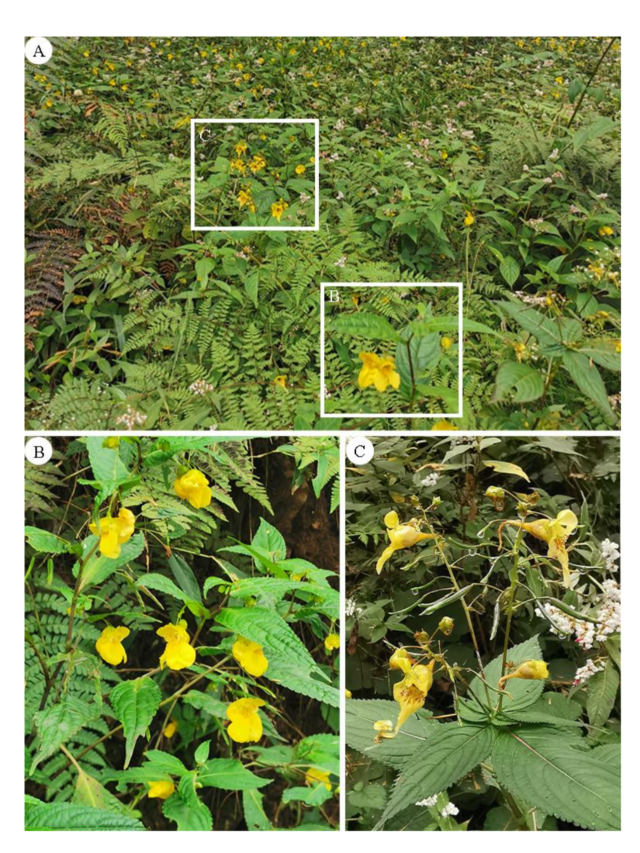
野外观察发现，在梁王山分布的黄麻叶凤仙花和多角凤仙花互为紧密的伴生种，出现在华山松林下（图 1：A)，且在居群间没有观察到明显的种间自然杂交个体。两种植物株高均为 20～80 cm，茎干粗壮肉质，上部分枝明显，花朵大型，两侧对称，均为黄花系，且均为雄性先熟的双性花，存在着明显的雌雄花期，各具 5 枚雄蕊愈合而成的“花药刷”覆盖着晚熟的雌蕊柱头（图 2）。然而，它们的花序、花被片特征、花通道大小都有着显著的差异（表 1），具体描述如下。

首先，两种植物的花序结构不同。黄麻叶凤仙花为蝎尾状花序，花梗纤细，花大，长约 6 cm，径约 7 cm，花色鲜黄，开放时花冠朝下，多悬垂于叶背（图 1：B)，侧生萼片 4，外面 2 枚卵状矩圆形，先端渐尖，内面 2 个小，呈矩圆状披针形或条形（图 2：E）。然而，多角凤仙花具总状花序，花梗丝状，具多花，花型较小，长约 6 cm，宽约 4 cm，为橙黄色（图 1：C），开花时自下到上依次开放，侧生萼片 2 枚，斜披针形，具有腺芒尖（图 2：F）。

其次，两种植物的花被片结构差异明显。黄麻叶凤仙花的旗瓣圆形，背面中肋有龙骨突，先端具小突尖；翼瓣近无柄，基部裂片圆形，上部裂片较大，宽斧形，背面有较大的

耳，构成明显的访花昆虫停留展示台（图 2：A，C）。同时，其唇瓣宽囊状，基部延伸为短花距，长为（5.40 ± 0.80）mm，且二裂（图 2：G）。相反，多角凤仙花的旗瓣圆形或扁圆形，中肋背面具明显龙骨状突起（图 2：E，F）；翼瓣无柄，2 裂，基部裂片近圆形，上部裂片较长，斧形，顶端钝，唇瓣檐部舟状，基部收狭，向后延伸为较长的细花距，长为（22.70 ± 1.4）mm，末端圆钝（图 2：F，H）。数据分析结果表明，它们的花距长具有极显著性差异（$U = 0.000$，$P < 0.01$）。

此外，两种植物的花通道特征显著不同。黄麻叶凤仙花的花通道较宽，其中径深（19.6 ± 0.30）mm，高（3.35 ± 0.36）mm，宽（8.66 ± 0.80）mm，具有显眼的红条纹（图 2：A，E）。然而，多角凤仙花的花通道较窄，其中径深（15.9 ± 0.48）mm，高（3.86 ± 0.70）mm，宽（7.97 ± 0.93）mm，布满紫红色斑点（图 2：B，F）。它们的花通道的径深（$U = 240.500$，$P < 0.05$）、高度（$t = 3.023$，$P < 0.05$）和宽度（$U = 250.500$，$P < 0.05$）均具显著性差异。

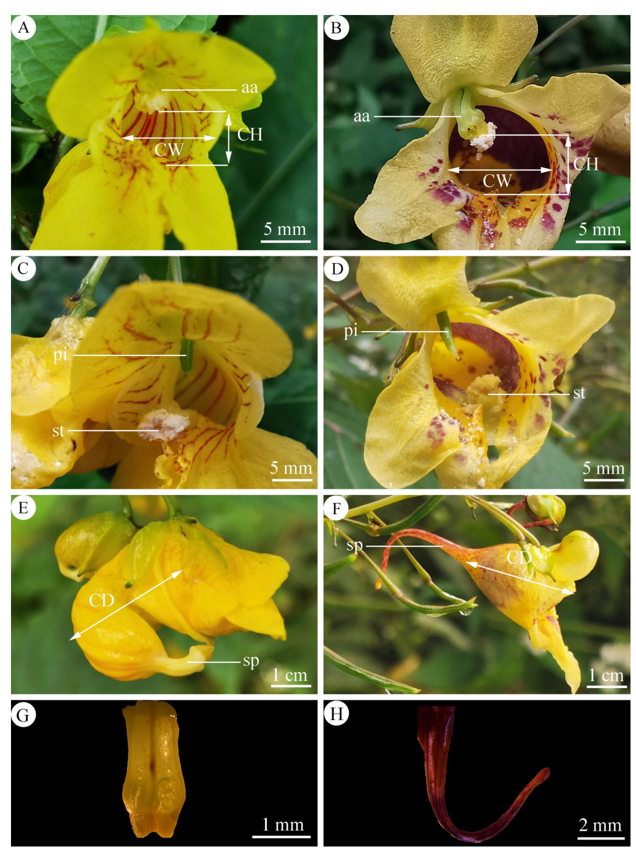


A. 同域分布两种植物的生境；**B , C.** 黄麻叶凤仙花（**B**）和多角凤仙花（**C**）的植株形态。

A. Habitat；**B , C.** Plant morphology of *I .corchorifolia*（**B**）and *I. polyceras*（**C**）.

图 1 黄麻叶凤仙花和多角凤仙花的生境和植株形态

Fig. 1 Habitat and plant morphology of *Impatiens corchorifolia* and *I. polyceras*



A , C , E , G. 黄麻叶凤仙花（左列）；**B , D , F , H.** 多角凤仙花（右列）。**A , B.** 雄花期；**C , D.** 雌花期；**E , F.** 花的侧面观，示花距和花通道深；**G , H.** 花距形态 ，示短距具二裂（**G**）和长距且弯曲（**H**）。（**aa**. 合生雄蕊；**CD**. 通道深；**CH**. 通道高；**CW**. 通道宽；**st**. 雄蕊；**sp**. 距；**pi**. 雌蕊）。

A , C , E , G. *I . corchorifolia* (left) ; **B , D , F , H.** *I. polyceras* (right). **A , B.** Male phase; **C , D.** Female phase; **E , F.** Lateral view, spur and channel depth; **G , H.** Spur, short and double-lobed spur (**G**) , long and curved spur (**H**). (**aa**. Adnate anther; **CD**. Channel deep; **CH**. Channel height; **CW**. Channel width; **st**. Stamen; **sp.** Spur; **pi**. Pistil) .

图 2 黄麻叶凤仙花和多角凤仙花的花通道和花距特征

Fig. 2 Floral entrance and spur characteristics of *Impatiens corchorifolia* and *I. polyceras*

2.2 开花物候

两种植物的居群花期均集中在 8 ~ 11 月，约 120 d。黄麻叶凤仙花的单花期、雌雄花期均比多角凤仙花长（表 1）。它们的单花期分别为（4.83 ± 0.36）、（3.21 ± 0.29）d，两种相差约为 1.62 d。雄花期各为（3.71 ± 0.22）、（2.33 ± 1.23）d，两种相差约为 1.38 d。雌花期分别为（1.12 ± 0.32）、（0.88 ± 0.21）d，相差约为 0.24 d。

表 1 两种植物的花结构和开花物候（平均值 ± 标准差）

Table 1 Floral traits and phenology of two *Impatiens* species ($x \pm s$)

编号 Number	花特征 Floral trait	黄麻叶凤仙花 *I. corchorifolia*	多角凤仙花 *I. polyceras*
1	花序 Inflorescence	简单花序（1 ~ 2 朵花），花梗纤细，花大、鲜黄，垂于叶下 Inflorescences (1 or) 2-flowered;	总状花序，花梗丝状，花小橙黄，生于茎顶 Racemose, pedicel filiform,

		pedicel slender; flower large, bright yellow, under leaves	flowers small, orange-yellow; above leaves
2	纹饰 Sculpture	红色条纹. Red stripe	紫红色斑点 Purple red spots
3	唇瓣 Labellum	囊状，且基部圆形，花距短而弯且二裂，颜色为黄色。 Cryptomere and round at the base. Spur short, curved and two-lobed	檐部舟状，且花距细长且弯，颜色为黄红相间。 Cornice boat-shaped, and spur slender and curved, yellow-red
4	花距长度 Length of spur（mm）	5.40 ± 0.80	22.70 ± 1.4
5	通道高 Height of channel (mm)	3.35 ± 0.36	3.86 ± 0.70
6	通道宽 Width of channel (mm)	8.66 ± 0.80	7.97 ± 0.93
7	通道深 Depth of channel (mm)	19.6 ± 3.00	15.9 ± 4.80
8	合生雄蕊着生位置 Location of adnate anther	居于正中的位置 In the middle of the flower	向一侧偏移 Shift to one side
9	单花期 Single flowering period (d)	5.83 ± 0.36	4.21 ± 0.29
10	雄花期 Male-phase (d)	3.71 ± 0.22	2.33 ± 0.23
11	雌花期 Female-phase (d)	2.12 ± 0.32	1.88 ± 0.21

2.3 花蜜量及糖含量

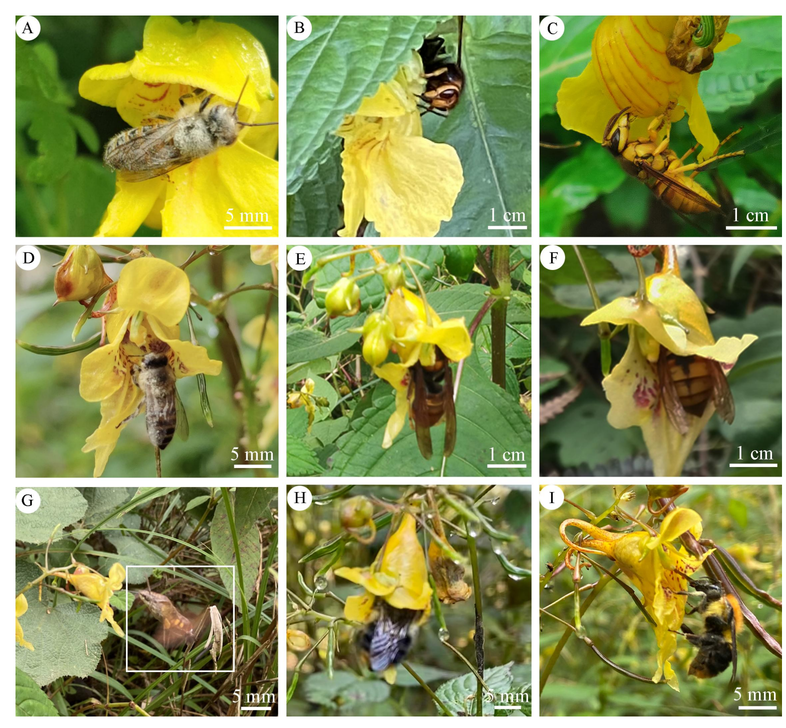
在居群开花期间，两种植物的花蜜含量差异明显，但花蜜含糖量无显著性差异。平均花蜜含量在黄麻叶凤仙花较低（4.57 ± 1.43）μL，在多角凤仙花较高（10.15 ± 3.28）μL，后者是前者的近 2～3 倍，表现出极显著相异（t = -9.459，P < 0.01）。然而，平均花蜜糖含量较为相似，分别为 45.48 ± 2.28 %和 46.12 ± 1.48%，无显著性差异（t= -1.381，P > 0.05）。

2.4 传粉昆虫及传粉行为

本文观察到有 6 种传粉昆虫访问了黄麻叶凤仙花（3 种）和多角凤仙花（6 种）（图 3，表 2）。两种植物均有 3 种共同传粉昆虫：中华蜜蜂（*Apis cerana*）（图 3：A，D）、黑盾胡蜂（*Vespa bicolor*）（图 3：B，E）、金环胡蜂（*V. mandarinia*）（图 3：C，F）。同时，多角凤仙花还有另外 3 种传粉昆虫：长喙天蛾一种（*Macroglossum* sp）（图 3：G）；灰熊蜂（*Bombus grahami*）（图 3：H）和三条熊蜂（*B. trifasciatus*）（图 3：I）。观察记录了 6 种访花昆虫的访花行为，比较分析了它们的访花昆虫体型和花通道结构之间的关

系，结合前人经验（钟云芳等，2014），把胸高大于花通道，并且能够进入到花通道内的昆虫视为传粉者（长喙天蛾除外）。因此，本文比较了传粉昆虫的种类、访花行为、昆虫体型特征与两种植物的花通道口大小的关系，其中多角凤仙花的合生雄蕊偏向一侧，所以传粉昆虫携带花粉也均偏向一侧（图 3：D）。

第一，中华蜜蜂是两种凤仙花的共同传粉昆虫，其访花频率集中在 10：00—16：00 之间（图 4，图 5），但是最高访花频率出现在不同的时间段，其中黄麻叶凤仙花为 12：00—13：00 之间（图 4），高达 50 次 • h^{-1}，多角凤仙花为 15：00—16：00 之间（图 5），高达 92 次 • h^{-1}。并且，访花的停留时间也有些许差异，前者访花时较短（3—6 s），后者访花时间较长（7—10 s）。从传粉昆虫体型特征来看，中华蜜蜂胸高约 4.0 ± 0.30 mm，均大于两种植物的传粉通道高[(3.35 ± 0.36) 、(3.86 ± 0.70) mm]，可以接触到花粉完成授粉行为，喙长约 2.8 mm，有利于取食花距里的花蜜。访花时，花粉会附着在昆虫的翅膀、背部、胸部。第二，黑盾胡蜂和金环胡蜂同样是两种凤仙花的共同传粉昆虫，它们同属于胡蜂属，访花频率仅次于中华蜜蜂，但其访花时间段与中华蜜蜂保持一致均在 10：00—16：00 之间，最高访花频率也出现在不同的时间段，其中黄麻叶凤仙花为 12：00—13：00 之间（图 4），高达 23 次 • h^{-1}，多角凤仙花为 15：00—16：00 之间（图 5），高达 45 次 • h^{-1}。并且，胸高分别为（5.80 ± 0.20）、（6.20 ± 0.30）mm，均大于两种凤仙花通道高[(3.35 ± 0.36) 、(3.86 ± 0.70) mm]，所以访花时，携带的花粉会附着在昆虫的背部以及翅膀上。第三，作为多角凤仙花的传粉者，来自熊峰属的灰熊蜂和三条熊蜂的访花高峰期均集中在 13：00—15：00 之间（图 5），停留时间为 7—10 s，访花频率最高时可达 4 次 • h^{-1}。从昆虫体型来看，灰熊峰和三条熊峰的胸高各为（6.5 ± 0.50）、（5.70 ± 0.40）mm，均大于多角凤仙花的传粉通道高（3.86 ± 0.70）mm，所以传粉时花粉会附着昆虫的背部以及翅膀上。值得注意的是，两种昆虫喙的长度各为 3.1、7.1 mm，均远远短于多角凤仙花的花距长度（22.7 mm）。第四，作为多角凤仙花的传粉昆虫，长喙天蛾访花高峰期集中在 8：00—11：00 之间（图 5），停留时间为 8—28 s，访花频率最高时达 4 次 • h^{-1}。长喙天蛾是多角凤仙花 6 种传粉昆虫里体型较大的一种，胸高约有 7.10 mm，远大于传粉通道高（3.86 ± 0.70 mm），但是其属于花外传粉，不会进入到花内，所以其传粉效率比较低效。因此，虽然长喙天蛾喙的长达 38.8 mm，比多角凤仙花的花距（22.7 mm）还要长，但只能花外传粉，因此其访花行为导致长喙天蛾仅有前半部分身体有机会接触到花粉，包括长喙、头部、和复眼等部位。



A-C. 黄麻叶凤仙花的传粉昆虫；**D-I.** 多角凤仙花的传粉昆虫；**A , D.** 中华蜜蜂；**B , E.** 金环胡蜂；**C , F.** 黑盾胡蜂；**G.** 长喙天蛾一种；**H.** 灰熊蜂；**I.** 三条熊蜂。

A-C. Insect pollinator of *I .corchorifolia*；**D-I.** Insect pollinator of *I. polyceras*；**A, D.** *Apis cerana*; **B, E.** *Vespa mandarinia*；**C, F.** *V. bicolor*；**G.** *Macroglossum* sp；**H.** *Bombus grahami*；**I.** *B. trifasciatus.*

图 3 黄麻叶凤仙花和多角凤仙花的传粉昆虫

Fig. 3 Floral visitors of *Impatiens corchorifolia* and *I. polyceras*

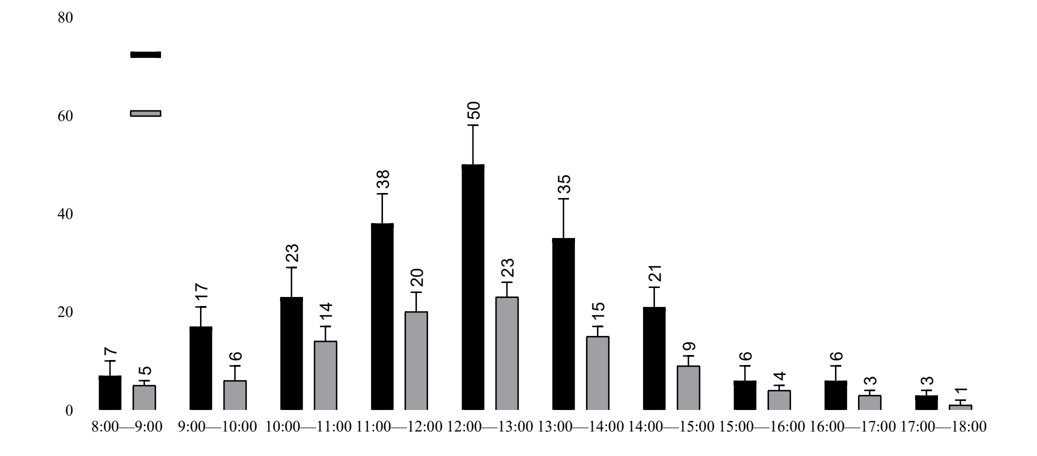


图 4 黄麻叶凤仙花传粉昆虫的拜访频率

Fig. 4 Number of visits to flowers of *Impatiens corchorifolia* flower visitors

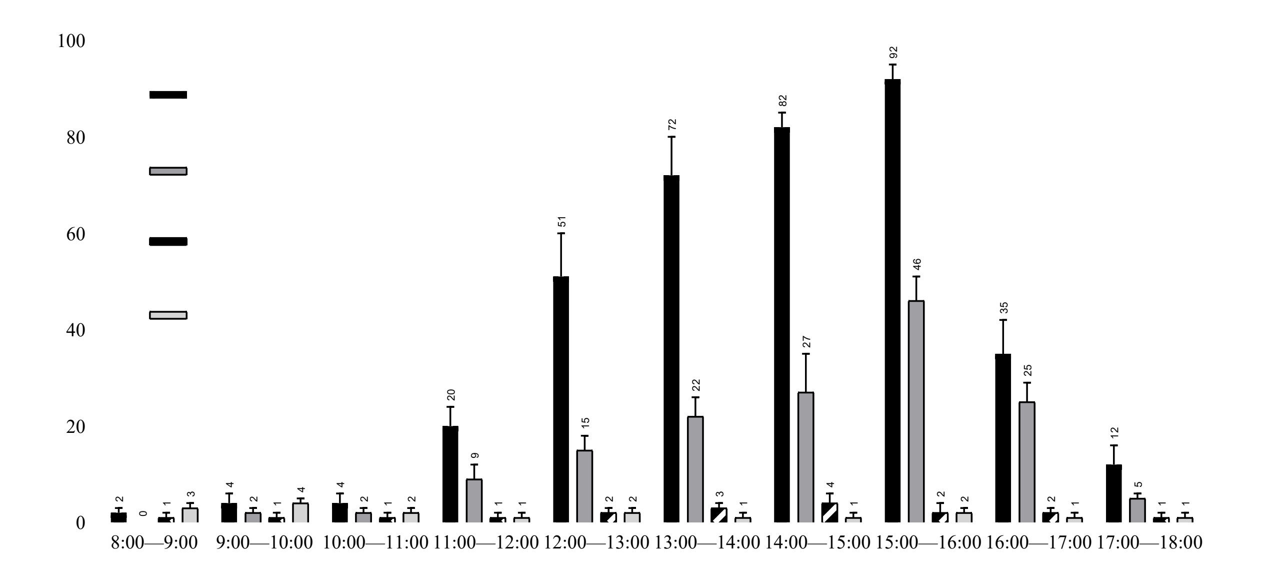


图 5 多角凤仙花传粉昆虫的拜访频率

Fig. 5 Number of visits to flowers of *Impatiens polyceras* for flower visitors

表 2 两种植物传粉昆虫种类和体型特征（平均值 ± 标准差，mm）

Table 2 Species and physical characteristics of pollinators in two species（ $\bar{x}$±*s*, mm）

传粉昆虫 Pollinators	体长 Body-length	胸宽 Thorax-width	胸高 Thorax-height	喙长 Proboscis-length
中华蜜蜂 *Apis cerana*（*n*= 30）	12.90 ± 1.30	4.1 ± 0.02	4.0 ± 0.30	2.80 ± 0.60
黑盾胡蜂 *Vespa bicolor*（*n*= 15）	20.20 ± 1.00	6.10 ± 0.40	5.80 ± 0.20	—
金环胡蜂 *Vespa mandarinia*（*n*= 18）	21.60 ± 1.20	6.20 ± 0.40	6.20 ± 0.30	—
灰熊蜂 *Bombus grahami*（*n*= 14）	18.10 ± 1.20	7.50 ± 0.80	6.5 ± 0.50	3.10 ± 0.90
三条熊峰 *Bombus trifasciatus*（*n*= 5）	15.70 ± 1.60	5.70 ± 0.50	5.70 ± 0.40	7.10 ± 2.40
长喙天蛾 *Macroglossum*（*n*= 4）	24.00 ± 1.80	7.90 ± 0.50	7.10 ± 0.30	38.8 ± 3.10

2.5 花粉/胚珠比（P/O）

胚珠数、花粉数和花粉胚珠比在两种植物里差异显著。胚珠数在黄麻叶凤仙花（16.67 ± 1.68）和多角凤仙花（8.97 ± 3.45）呈现极显著性差异（t = 10.807，P < 0.01），两者的最高值相差近 2 倍。花粉粒数在黄麻叶凤仙花（135200 ± 19694）和多角凤仙花（38 133 ± 14 537）的也呈现极显著性差异（t = 21.719，P < 0.01），最高值相差近 3 倍。此外，花

粉/胚珠比的数值黄麻叶凤仙花（8 477 ± 2 220）和多角凤仙花（4 440 ± 1 848）也呈现极显著性差异（$t = 7.655$，$P < 0.01$）。根据 Cruden（1977）的标准来判断，两种植物均为专性异交繁育系统。

2.6 人工授粉实验

2.6.1 繁育系统实验

本文做了 6 种不同的授粉处理的繁育系统实验，两种凤仙花的坐果率均有明显不同（表 3）。由于自动自交和无融合繁殖处理均未观察收集到果实，故不列入分析比较。同时，在人工自交授粉、同株异花授粉、异株异花授粉 3 种处理方式下，多角凤仙花的坐果率明显比黄麻叶凤仙花高。3 种处理方式的坐果率，在黄麻叶凤仙花里分别为 46%、56%、63%，均与自然结实率（53%）无显著性差异；在多角凤仙花虽然普遍增高，分别为 73%、86%、90%，但与自然结实率（83%）也均为无显著性差异。

表 3 黄麻叶凤仙花和多角凤仙花 6 种不同授粉处理的坐果率（单位：%，n= 30）
Table 3 Fruit-set percentage of different hand-pollination treatments of *Impatiens corchorifolia* and *I. polyceras*（Unit：%, n= 30）

物种 Species	自动自交 Autonomous self-pollonation	无融合繁殖 Agamospermy	人工自交 Autogamous hand-pollination	同株异花 Aeitonogamous hand-pollination	异株异花 Xenogamous hand-pollination	对照 Control
黄麻叶凤仙花 *I .corchorifolia*	0	0	46	56	63	53
多角凤仙花 *I. polyceras*	0	0	73	86	90	83

2.6.2 人工杂交授粉实验

为揭示同域分布的两种同属近缘伴生居群间未发现种间自然杂交个体的现象，本文完成了这两种植物的人工异花授粉杂交实验，结果表明两者的花粉和柱头之间的识别通道有明显障碍，存在着明显的种间杂交不育。人工授粉后，两种植物的花朵均表现为早落，具体表现为：人工授粉后的第 1 天，花萼和花瓣凋落，仅剩子房；第 2 天后子房明显膨大；持续到第 5 天后，子房膨大停止；第 7 天时子房干瘪萎蔫凋落，解剖后，没有观察到种子。

3 讨论与结论

3.1 开花物候对传粉生物学的影响

首先，本文增补了黄麻叶凤仙花和多角凤仙花在滇中地区同域分布的新记录，为该属物种多样性及生物地理学研究提供了新资料，也为该属同域分布物种的传粉生物学提供了研究依据。并且，其分布具有垂直海拔分布的特征，这与在四川峨眉山产的 14 种凤仙花的分布现象一致（陈艺林，2002）。

其次，本文研究的两种植物的花果期同步，集中在 8—11 月，花期长达近 120 d，如此长的花期使植物能够有充足的时间进行繁殖，保证植株在面对恶劣环境时能够做出缓冲，降低恶劣的环境对于植株繁衍的影响（周正立等，2005；焦培培和李志军，2007）。植物同步开花行为还被视作调节异交水平的影响因子（Herrerias-Diego et al., 2006；孙颖等，2018），两种凤仙花花期完全重合，相对能增加吸引到的传粉昆虫种类、数量，以此提高每种植物传粉效率和生殖成功的机率。但同时，这也增加了传粉昆虫的竞争机率，从而影响某种植物传粉昆虫的访花频率，从而影响传粉效率（红雨和刘强，2006）。所以两种凤仙花的花果期同步，虽可以增加其传粉昆虫的种类和数量，但也加剧了对昆虫资源的竞争压力（Grey-Wilson, 1980; Boas et al., 2013; Ruchisansakun et al., 2016; Singer & Sazima, 2001）。

3.2 两种凤仙花属植物的传粉综合征分化

本文所研究的两种植物具有相似的花形态特征，包括株型相似、花型较大、花色为黄色系、均具花距和花蜜、有显著的花通道和雄蕊异熟等特征，表现出明显的吸引传粉昆虫特征（Vogel, 1954; Grey-Wilson, 1980; Wilson & Thomson, 1991; Ruchisansakun et al., 2016; Abrahamczyk et al., 2017）。但是，依然表现出不同的传粉综合征，造成传粉综合征分化明显的主要因素是由于其花距形态差异明显，短花距的黄麻叶凤仙花仅符合蜜蜂传粉综合征，具有长花距的多角凤仙花不仅符合蜜蜂传粉综合征，也符合长喙昆虫传粉综合征。因此，这两个物种的花距差异性特征决定了它们传粉综合征的差异，这也是同域分布近缘物种保持独立演化的因素之一（Grey-Wilson, 1980；Ruchisansakun et al., 2016）。

首先，两种凤仙花能够吸引中华蜜蜂和两种胡蜂作为传粉者，因为它们符合蜜蜂传粉综合征，包括开黄色的花、具有漏斗状唇瓣和宽阔的访花通道，旗瓣深宽，翼瓣兜帽状（Vogel, 1954；Grey-Wilson, 1980；Wilson & Thomson, 1991）。因此，本研究证实了除非洲外的凤仙花属植物，蜜蜂是它们常见的传粉者（Rust, 1977; Schemske, 1984; Kato, 1988; Kato et al., 1991；Wilson, 1995；Tian et al., 2004；Sreekala et al., 2008, 2011；Ramasubbu et al., 2011；Mohandass, 2013）。在我国产的其他凤仙花属植物中，也有报道这两种凤仙花

所具有的传粉综合征（Tian et al., 2004；肖乐希，2009；于胜祥，2012；钟云芳等，2014；Li et al., 2021）。值得一提的是，尚未有关于胡蜂属（*Vespa* Linnaeus）作为凤仙花属植物传粉者的研究，这两种胡蜂均属于膜翅目（Hymenoptera）胡蜂科（Vespidae），身体乌黑发亮，有黄条纹和成对的斑点，为具强螯针的蜂类，当地俗称“大马蜂”或“黄马蜂”，常用于炮制药酒。

其次，多角凤仙花除中华蜜蜂和胡蜂为其传粉以外，还有 3 种特有的传粉者，包括 2 种熊蜂和 1 种长喙天蛾。并且这 3 种昆虫专性拜访具有长距的多角凤仙花，对具短距的黄麻叶凤仙花视而不见，并且花通道较宽，具漏斗状唇瓣，且拥有长花距等花形态特征均符合天蛾传粉综合征和长喙昆虫传粉综合征（Vogel, 1954；Grey-Wilson, 1980；Wilson & Thomson, 1991），这证实了花距形态是传粉综合征的重要特征之一（Tian et al., 2004；Wang et al., 2013；Li et al., 2021）。同时，具有长距也是凤仙花属植物吸引蝶类的传粉综合征（Vogel, 1954；Grey-Wilson, 1980；Wilson & Thomson, 1991），但本研究并未观察到蝶类对多角凤仙花的传粉行为，这样的传粉综合征差异，Vandelook（2019）也曾报道过，与其对 56 种凤仙花的花蜜研究结论一致，即只观察花形态不能准确的来预测传粉昆虫。因此，关于凤仙花属的蝶类传粉综合征值得进一步研究。

3.3 两种植物花距差异是传粉综合征分化的重要组成

本研究发现，两种植物的花距特征差异显著导致其传粉昆虫种类分化明显。多角凤仙花的花距较长，花蜜量也更高，因此为传粉昆虫提供了更多的报酬，可以吸引 6 种传粉昆虫。相比之下，黄麻叶凤仙花的花距较短，花蜜量也较少，仅有 3 种传粉昆虫。本文认为造成两种凤仙花传粉昆虫种类和访花频率差异的主要原因是它们特殊的花器官——花距（Pyke, 1982；Gómez, 2003；Liu et al., 2013；Hořák & Janeček, 2021）。这是因为花距长度直接影响不同喙长传粉昆虫的访花行为，同时也影响花蜜量（Pyke, 1982；Hodges, 1985；Gómez, 2003；路广梅，2021）。在近缘物种中，过低的花蜜量会使传粉者处于竞争劣势（Pyke, 1982；Hodges, 1985；Gómez, 2003），从而影响传粉者的访花频率（路广梅, 2021）。此外，已有研究表明长花距吸引着长喙传粉昆虫（Willmer, 2011；Li et al., 2021），因此多角凤仙花能吸引长口器熊蜂和天蛾来传粉。因此，花距的长短在这两种同域分布凤仙花属植物的物种分化中发挥了重要作用，也是同域分布环境下近缘物种繁育生殖顺利的补充机制。本文的结论不仅证实了花蜜含量影响了昆虫的拜访频率（Vandelook et al., 2109；刘南南，2020），也支持花距形态是凤仙花属植物传粉综合征的重要组成部分（田建平，2004；肖乐希，2009；于胜祥，2012；钟云芳等，2014；Li et al., 2021；Hořák & Janeček, 2021）。

3.4 两种植物传粉昆虫行为差异的传粉生物学意义

本研究证实了亚洲凤仙花属植物的泛化传粉机制（Tian et al., 2004；毛志斌，2011；钟云芳等，2014；Abrahamczyk et al., 2017；Li et al., 2021），并且两种凤仙花的共享传粉昆虫存在行为差异。本文发现两种凤仙花的共同传粉昆虫访花频率，集中在 10：00—16：00 之间。但是最高访花频率出现在不同的时间段，其中黄麻叶凤仙花为 12：00—13：00 之间，多角凤仙花为 15：00—16：00 之间。这样的特殊性访花规律由于动植物之间的协同进化所产生的（Gegear et al., 2007；Varassin et al., 2001；Pyke, 2016；Stevenson et al., 2017），可以保证同域分布近缘物种的传粉昆虫资源分配最优化，可以最大限度的保证传粉昆虫的利用率（Boas et al., 2013；Singer & Sazima, 2001）。同时，共同传粉昆虫的访花停留时间在多角凤仙花上更长，这是由于其花距较长拥有更多的花蜜。因此，昆虫访花时吸取花蜜的时间也变长了，以此来增加传粉效率（Tian et al., 2004；Wang et al., 2013；Li et al., 2021）。此外，熊蜂和长喙天蛾身为多角凤仙花特有的传粉昆虫，但是访花频率远低于 3 种共同的传粉昆虫，其中熊蜂虽然访花频率低但是其身躯庞大，每次可以携带大量的花粉，因此也是重要的传粉昆虫；长喙天蛾的访花频率集中在早上 8：00—10：00，且在所有传粉昆虫里，仅有长喙天蛾为花外传粉，这在与瑶山凤仙花（*Impatiens macrovexilla*）（肖乐希，2009）和侧穗凤仙花（*I. lateristachys*）（毛志斌，2011）的观察一致。

3.5 两种植物的繁育系统特征

首先，本研究结合繁育系统实验和 P/O 的结果表明，两种植物均为专性异交型，虽自交亲合，但自然状态下无法完成自花自交，可通过传粉者的活动实现同株异花自交，所以其传粉过程必须依赖传粉者，这与其他同属植物的研究结果是一致的（肖乐希，2009；钟云芳等，2014； Ruchisansakun et al., 2016）。不过，现有资料表明，在凤仙花属里，具有自交和异交授粉的种类里，P/O 的数值并没有明显差异（Lozada-Gobilard et al., 2019）。因此，根据花粉胚珠比值差异来预测植物的繁育系统倾向仍需更多资料来澄清。

其次，通过为两种植物进行人工授粉（同株异花、异株异花）可以增加其坐果率，进一步证实了这雌雄异熟的凤仙花属植物依赖于传粉者的访问，并且会受到传粉者的访花频率限制（Baker, 1995；Stanton, 1994）。同时，两种凤仙花的人工自交坐果率均低于对照组，直接说明两种凤仙花更倾向于异交优势。在本文完成的自动自交和无融合繁殖实验中，两种凤仙花均未结实。这是由于其特殊的合生雄蕊结构决定了雌雄异熟的繁育特征，无法完成自动自交，构成了植物繁殖过程中的“自我保护”，防止近亲繁殖的有害影响（Li et al.,

2001）。并且，无融合繁殖未结实这一结果表明了这两种凤仙花的传粉成功必须需要传粉昆虫的介入。因此，本文揭示了两种凤仙花的生殖规律，即均虽然自交亲和，但无法完成自动自交行为，并且其生殖繁衍需要传粉昆虫作为媒介完成传粉行为，从而实现异交授粉提高坐果率。这在华凤仙（*Impatiens chinensis*）（肖乐希和刘克明，2009）、瑶山凤仙花（肖乐希，2009）、海南凤仙花（*I. hainanensis*）（钟云芳等，2014）以及东南亚同域分布的 7 种凤仙花属植物（Ruchisansakun et al., 2016）的传粉生物学研究中也均得到证实。

再次，本文发现两种凤仙花存在生殖隔离机制。虽然其共享 3 种传粉者，但表现为明显的错峰访花，且花通道差异决定了传粉者携带花粉的部位不一致。因此，这两个同域近缘物种可以通过部分传粉媒介和花形态差异在一定程度上维持生殖隔离。并且，对两种植物的人工杂交授粉实验表明，花粉和柱头识别通道在两个种间存在明显的障碍，存在着同域分布近缘种间杂交不亲和的现象，解释了本文观察的同域分布于梁王山的两种植物的居群里没有观察到明显的种间杂交后代个体的原因。研究结果支持，东南亚同域分布的 7 种凤仙花（Ruchisansakun et al., 2016）和 1991 年（KATO）对同域分布的 4 种植物的传粉生物学的观察，即同域分布的近缘物种对共同传粉者的利用方式差异导致存在生殖隔离现象。因此，本文针对近缘物种开展传粉系统和生殖成功的对比研究（Zhang et al., 2019），有助于揭示繁育统进化的适应性意义和物种分化机制（Cruden, 1977; Lloyd & Yates, 1982; Singer & Sazima，2001）。

综上所述，本文以中国特有种黄麻叶凤仙花和多角凤仙花的同域分布居群为研究对象，通过野外调查，首次揭示了两种植物的开花物候、传粉综合征以及传粉昆虫行为。结果表明，花距是同域分布的两种伴生植物传粉综合征的关键组成，其差异决定了它们各自拥有不同的传粉昆虫种类和访花行为异同；传粉综合征分化和传粉生物学差异，有助于理解两种植物间的杂交不亲和现象；两种植物虽然均倾向于异花授粉，但必须依赖于传粉昆虫完成异交繁育行为。因此，本文观察验证了亚洲分布凤仙花属植物的泛化传粉机制（Abrahamczyk et al., 2017；Li et al., 2021），以及花距形态是传粉综合征分化的重要因素（Pyke, 1982）。鉴于亚洲凤仙花属种类丰富且同域分布现象广泛，若想进一步了解其传粉综合征分化以及传粉昆虫资源分配等问题，还需要开展更多的研究工作。

致谢：实验设计得到中国科学院昆明植物研究所任宗昕博士的指导；野外调查工作得到西南林业大学在读研究生田琴和段涵宁以及在读本科生邵成艳等同学和澄江市林业和草原局陈敏工程师、市中医院李得医生、市职业中学李翔老师的协助。

参考文献：

ABRAHAMCZYK S, HUMPHREYS AM, TRABERT F, et al., 2021. Evolution of brood-site mimicry in Madagascan *Impatiens* (Balsaminaceae) [J]. Perspec Plant Ecol Evol Syst, 49: 125590.

ABRAHAMCZYK S, LOZADA-GOBILARD S, ACKERMANN M, et al., 2017. A question of data quality—testing pollination syndromes in Balsaminaceae [J]. Plos One, 12(10): e0186125.

AKIYAMA S, 1991. Taxonomic notes of the east Himalayan species of *Impatiens* (Balsaminaceae) [J]. The Himalayan Plants, 2: 67-94.

ANDO T, NOMURA M, TSUKAHARA J, et al., 2001. Reproductive isolation in a native population of *Petunia sensu* Jussieu (Solanaceae) [J]. Ann Bot, 88(3): 403-413.

ARMBRUSTER WS, HERZIG AL, 1984. Partitioning and sharing of pollinators by four sympatric species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama [J]. Ann Mo Bot Gard, 71(1): 1-16.

BAKER HG, 1955. Self-compatibility and establishment after ‘long-spur’ dispersal [J]. Evolution, 9(3): 347-349.

BAKER HG, 1983. Floral nectar sugar constituents in relation to pollinator type [J]. Handbook Of Experimental Pollination Biology, 117-141.

BARRETT SCH, 1996. The reproductive biology and genetics of island plants [J]. Philos Trans Roy Soc London B, 351(1341): 725-733.

BARRETT SCH, 2003. Mating strategies in flowering plants: The outcrossing–selfing paradigm and beyond [J]. Phil Trans Roy Soc London B, 358(1434): 991-1004.

BARTOŠ M, JANEČEK Š, 2014. Pollinator-induced twisting of flowers sidesteps floral architecture constraints [J]. Curr Biol, 24(17): R793-R795.

BOAS JCV, FAVA WS, LAROCA S, et al., 2013. Two sympatric *Byrsonima* species (Malpighiaceae) differ in phenological and reproductive patterns [J]. Flora, 208(5/6): 360-369.

CHEN YL, 2002. Balsaminaceae [M]// QIAN RS, CHEN HY, LING R eds. FOC. Beijing: Science Press: 47(2). [陈艺林，2002. 凤仙花科[M]// 钱崇澍，陈焕镛，林鎔等. 中国植物志. 北京：科学出版社：47(2)]

CRUDEN RW, 1977. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants [J]. Evolution, 31(1): 32-46.

DUAN HY, TIAN Q, WANG YP, et al., 2022. Diversity and conservation of medicinal vascular plants in Chengjiang County of Yunnan Province [J]. J West China Forest Sci, 51(3): 107-113. [段涵宁，田琴，王艳萍，等，2022. 云南省澄江县药用维管植物多样性及保护利用初探[J]. 西部林业科学，51(3)：107-113.]

GEGEAR RJ, MANSON JS, THOMSON JD, 2007. Ecological context influences pollinator deterrence by alkaloids in floral nectar [J]. Ecol Lett, 10(5): 375-382.

GÓMEZ JM, 2003. Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: Consequences for plant specialization [J]. Am Naturalist, 162(2): 242-256.

GREY-WILSON C, 1980. Impatiens of Africa [M]. Balkema: The Netherlands.

HEINRICH B, 1979. Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees [J]. Oecologia, 40(3): 235-245.

HOŘÁK D, JANEČEK Š, 2021. A geographical perspective on the relationship between *Impatiens* spur lengths and bill lengths of sunbirds in Afrotropical mountains [J]. Ecol Evol, 11(7): 3120-3129.

JANSSENS SB, KNOX EB, HUYSMANS S, et al., 2009. Rapid radiation of *Impatiens* (Balsaminaceae) during Pliocene and Pleistocene: result of a global climate change [J]. Mol Phylogenet Evol, 52(3): 806-824.

KATO M, 1988. Bumblebee visits to *Impatiens* spp.: pattern and efficiency [J]. Oecologia, 76(3): 364-370.

KATO M, ICHINO T, HOTTA M, et al., 1986. Flower visitors of 32 plant species in West Sumatra [J]. Occas Pap, (16): 15-32.

KATO M, ITINO T, HOTTA M et al., 1991. Pollination of four Sumatran *Impatiens* species by hawkmoths and bees [J]. Tropics, 1(1): 59–73.

KULLOLI SK, RAMASUBBU R, SREEKALA AK, et al., 2009. Reproductive ecology of *Impatiens campanulata* Wight–a rare and endemic balsam of southern Western Ghats [J]. Ecol Env Cons, 15: 235-239.

KULLOLI SK, SREEKALA AK, PANDURANGAN AG, 2011. Pollination biology and

resupination of *Impatiens grandis* (Balsaminaceae): An endemic balsam of Southern Western Ghats [J]. J Paleolimnol, 47(1): 23.

LI BZ, LI ZF, XIANG MD, et al., 2021. Pollination ecology of *Impatiens uliginosa* (Balsaminaceae) endemic to China [J]. Taiwania, 66(3): 298-306.

LI DF, YAN XC, LIN Y, et al., 2021. Do flowers removed of either nectar or pollen attract fewer bumblebee pollinators? An experimental test in *Impatiens oxyanthera* [J]. AoB Plants, 13(4): plab029.

LI QJ, XU ZF, KRESS WJ, et al, 2001. Flexible style that encourages outcrossing [J]. Nature, 410(6827): 432-432.

LIU CQ, HUANG SQ, 2013. Floral divergence, pollinator partitioning and the spatiotemporal pattern of plant–pollinator interactions in three sympatric Adenophora species [J]. Oecologia, 173(4): 1411-1423.

LIU NN, XIAO HW, CHEN XH, et al., 2020. Nectar secretion chara*cteristic*s and their effects on insect pollination of *Goodyera foliosa*, a nectar rewarding orchid [J]. J Trop Subtrop Bot, 28(3): 265-270. [刘南南，肖汉文，陈兴惠，等，2020. 多叶斑叶兰花蜜特征和分泌规律及其对昆虫访花的影响[J]. 热带亚热带植物学报，28(3)：265-270.]

LLOYD DG, YATES JMA, 1982. Intrasexual selection and the segregation of pollen and stigmas in hermaphrodite plants, exemplified by *Wahlenbergia albomarginata* (Campanulaceae) [J]. Evolution, 36(5): 903-913.

LOZADA-GOBILARD S, WEIGEND M, FISCHER E, et al., 2019. Breeding systems in Balsaminaceae in relation to pollen/ovule ratio, pollination syndromes, life history and climate zone [J]. Plant Biol, 21(1): 157-166.

LU GM, LU NN, MA Y, et al., 2021. Floral traits and their manipulation of foraging behaviors of pollinators of two sympatric *Pedicularis* species [J]. J Lanzhou Univ: Nat Sci, 57(3): 338-343. [路广梅，路宁娜，马妍，等，2021. 同域分布两种马先蒿植物的花特征及其对传粉昆虫访花行为的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版)，57(3)：338-343.]

MAKOTO K, TAKAO I, MITSURU H, et al., 1991. Pollination of four sumatran *Impatiens* species by Hawkmoths and Bees [J]. Tropics, 1(1): 59-73.

MAO ZB, BOEHLER C, GE XJ, 2011. Pollination ecology and breeding system of *Impatiens lateristachys* (Balsaminaceae) endemic to China [J]. Guihaia, 31(2): 160-166. [毛志斌，

Cedric Boehler，葛学军，2011. 侧穗凤仙花的传粉生态和繁育系统[J]. 广西植物，31(2): 160-166.]

MOHANDASS D, 2013. Pollination ecology of *Impatiens rufescens* (Balsamineae)-an endemic annual herb from Nilgiri Mountains, Western Ghats, India [J]. Int J Ecol Environ Sci, 39(1): 59-65.

NIENHUIS C, STOUT J, 2009. Effectiveness of native bumblebees as pollinators of the alien invasive plant *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae) in Ireland [J]. J Ecol, 1-11.

PYKE GH, 2016. Floral nectar: pollinator attraction or manipulation? [J]. Trends Ecol Evol, 31(5): 339-341.

RAHELIVOLOLONA EM, FISCHER E, JANSSENS SB, et al., 2018. Phylogeny, infrageneric classification and species delimitation in the Malagasy *Impatiens* (Balsaminaceae) [J]. PhytoKeys, (110): 51.

RUCHISANSAKUN S, MERTENS A, JANSSENS SB, et al., 2021. Evolution of pollination syndromes and corolla symmetry in Balsaminaceae reconstructed using phylogenetic comparative analyses [J]. Ann Bot, 127(2): 267-280.

RUCHISANSAKUN S, VANDER NIET T, JANSSENS SB, et al., 2016. Phylogenetic analyses of molecular data and reconstruction of morphological character evolution in Asian *Impatiens* section Semeiocardium (Balsaminaceae) [J]. Syst Bot, 40(4): 1063-1074.

RUST RW, 1977. Pollination in *Impatiens capensis* and *Impatiens pallida* (Balsaminaceae) [J]. Bull Torrey Bot Club, 104: 361-367.

SÃO LEÃO LC, DE SÁ-HAIAD B, DE ARAUJO RODARTE AT, et al., 2019. Reproductive biology of two synchronopatric neotropical species of *Epidendrum* (Orchidaceae) [J]. Flora, 251: 95-104.

SCHEMSKE DW, 1978. Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (Balsaminaeeae): The significance of cleistogamy and chasmogamy [J]. Ecology, 59: 596-613.

SCHEMSKE DW, 1984. Population structure and local selection in *Impatiens pallida* (Balsaminaceae), a selfing annual [J]. Evolution, 38(4): 817-832.

SINGER RB, SAZIMA M, 2001. The pollination mechanism of three sympatric *Prescottia* (Orchidaceae: Prescottinae) species in southeastern Brazil [J]. Ann Bot, 88(6): 999-1005.

SONG YX, XIAO Y, PENG S, et al., 2021. Two new species of Impatiens from China, and taxonomic insights into the Longifilamenta Group, which is endemic to China [J]. Plants, 10(8): 1697.

SREEKALA AK, PANDURANGAN AG, RAMASUBBU R, et al., 2008. Reproductive biology of *Impatiens coelotropis* Fisher, a critically endangered balsam from the Southern Western Ghats [J]. Curr Sci, 95(3): 386-388.

SREEKALA AK, RAMASUBBU R, PANDURANGAN AG, et al., 2011. Pollination biology of *Impatiens cuspidate* Wight and Arn. (Balsaminaceae), a rare and endemic balsam of the Western Ghats, India [J]. J Threat Taxa, 1818-1825.

STANTON ML, YOUNG HJ, 1994. Selecting for floral character associations in wild radish, *Raphanus sativus L.* [J]. J Evolution Biol, 7(3): 271-285.

STEVENSON PC, NICOLSON SW, WRIGHT GA, 2017. Plant secondary metabolites in nectar: impacts on pollinators and ecological functions [J]. Funct Ecol, 31(1): 65-75.

TAN YH, LIU YN, JIANG H, et al., 2015. *Impatiens pandurata* (Balsaminaceae), a new species from Yunnan, China [J]. Bot Stud, 56(1): 1-6.

TIAN JP, LIU KM, HU GW, 2004. Pollination ecology and pollination system of *Impatiens reptans* (Balsaminaceae) endemic to China [J]. Ann Bot, 93: 167-175.

TOKUDA N, HATTORI M, ABE K, et al., 2015. Demonstration of pollinator-mediated competition between two native *Impatiens* species, *Impatiens nolitangere* and *I. textori* (Balsaminaceae) [J]. Ecol Evol, 5(6): 1271-1277.

VANDELOOK F, JANSSENS SB, GIJBELS P, et al., 2019. Nectar traits differ between pollination syndromes in Balsaminaceae [J]. Ann Bot, 124(2): 269-279.

VARASSIN IG, TRIGO JR, SAZIMA M, 2001. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil [J]. Bot J Linn Soc, 136(2): 139-152.

VERVOORT A, CAWOY V, JACQUEMART AL, 2011. Comparative reproductive biology in co-occurring invasive and native *Impatiens* species [J]. Int J Plant Sci, 172(3): 366-377.

VOGEL S, 1954. Blütenbiologische typen als elemente der sippengliederung: dargestellt anhand der Flora Südafrikas [M].G. Fischer,1-4.

WALLER DM, 1980. Environmental determinants of outcrossing in *Impatiens capensis*

(Balsaminaceae) [J]. Evolution, 34(4): 747-761.

WANG H, LI XX, 2017. Differentiation in breeding system and pollination of three sympatric *Corydalis* species [J]. Plant Sci J, 35(2): 186-193. [王慧，李肖夏，2017. 同域分布的紫堇属三种植物的繁育系统和传粉差异[J]. 植物科学报，35(2)：186-193.]

WANG JS, LU YF, XU YL, et al., 2020. *Impatiens wuyiensis* (Balsaminaceae), a new species from Fujian of Southeast China, based on morphological and molecular evidences [J]. Bot Stud, 61(1): 1-12.

WANG Q, LI YX, PU XZ, et al., 2013. Pollinators and nectar robbers cause directional selection for large spur circle in *Impatiens oxyanthera* (Balsaminaceae) [J]. Plant Syst Evol, 299(7): 1263-1274.

WILLMER P, 2011. Pollination and floral ecology [M]. Princeton. Princeton University Press

WILSON P, 1995. Selection for pollination success and the mechanical fit of *Impatiens* flowers around bumblebee bodies [J]. Biol J Linn Soc, 55(4): 355-383.

WILSON P, THOMSON JD, 1991. Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen [J]. Ecology, 72: 1503-1507.

XIAO LX, 2009. Studies on pollination biology of four *Impatiens L.* plants [D]. Changsha: Hunan Normal University. [肖乐希，2009. 四种凤仙花属(Impatiens L.)植物的传粉生物学研究[D]. 长沙：湖南师范大学.]

XIAO LX, LIU KM, 2009. Floral traits and pollination system of *Impatiens chinensis* (Balsaminaceae) [J]. Bull Bot Res, 29(2): 164-168. [肖乐希，刘克明，2009. 华凤仙花部特征和传粉系统研究[J]. 植物研究，29(2)：164-168.]

YU SX, 2012. Chinese *Impatiens* [M]. Beijing: Peking University Press: 1-215. [于胜祥，2012. 中国凤仙花[M]. 北京：北京大学出版社：1-215.]

YU SX, JANSSENS SB, ZHU XY, et al., 2016. Phylogeny of *Impatiens* (Balsaminaceae): integrating molecular and morphological evidence into a new classification [J]. Cladistics, 32(2): 179-197.

YUAN TH, CHEN Y, YU S, et al., 2022. *Impatiens liupanshuiensis* (Balsaminaceae), a new species from Guizhou, China [J]. PhytoKeys, 192: 37.

YUAN YM, SONG YI, GEUTEN K, et al., 2004. Phylogeny and biogeography of Balsaminaceae inferred from ITS sequences [J]. Taxon, 53(2): 391-404.

ZHONG YF, ZHANG Z, SONG XQ, et al., 2014. Pollination biology of *Impatiens hainanensis* (Balsaminaceae) populations at different altitudes [J]. Sheng Wu Duo Yang Xing, 22(4): 467-475. [钟云芳，张哲，宋希强，等，2004. 海南凤仙花不同海拔种群的传粉生物学[J]. 生物多样性，22(4)：467-475.]

ZHOU ZL, LI ZJ, GONG WJ, et al., 2005. Study on fl owering biological characteristics of *Populus euphratica* and *Populus euphratica* [J]. J Wuhan Bot Res, 23 (2): 163-168. [周正立，李志军，龚卫江，等，2005. 胡杨、灰叶胡杨开花生物学特性研究[J]. 武汉植物学研究，23(2)：163-168.]